

Mosstäcket ökar tillväxten hos *Vaccinium myrtillus*

*The moss layer increases the growth of
*Vaccinium myrtillus**



Foto: Anders Jäderlund

Isak Lodin och Mimmi Blomquist

Kandidatarbeten i Skogsvetenskap

Fakulteten för skogsvetenskap, SLU

Enhet/Unit	Institutionen för skogens ekologi och skötsel Department of Forest Ecology and Management
Författare/Author	Isak Lodin och Mimmi Blomquist
Titel, Sv	Mosstöcket ökar tillväxten hos <i>Vaccinium myrtillus</i>
Titel, Eng	The moss layer increases the growth of <i>Vaccinium myrtillus</i>
Nyckelord/ Keywords	<i>Pleurozium schreberi</i> , kväve, erikoid mykorrhiza, undervegetation, ericaceae, växtekologi <i>Pleurozium</i> <i>schreberi</i> , nitrogen, ericoid mycorrhiza, understory vegetation, ericaceae, plant ecology
Handledare/Supervisor	Anders Jäderlund Institutionen för skogens ekologi och skötsel/ Department of Forest Ecology and Management
Examinator/Examiner	Tommy Mörling Institutionen för skogens ekologi och skötsel/ Department of Forest Ecology and Management
Kurstitel/Course	Kandidatarbete i skogsvetenskap Bachelor Degree in Forest Science
Kurskod	EX0592
Program	Jägmästarprogrammet
Omfattning på arbetet/	15 hp
Nivå och fördjupning på arbetet	G2E
Utgivningsort	Umeå
Utgivningsår	2013

FÖRORD

Det här är ett arbete inom växtekologi där fokus ligger på att undersöka hur mosstäckets i nordligt boreala skogsekosystem påverkar tillväxten hos blåbär, som är Sveriges vanligaste ljungväxt. Att skriva detta kandidatarbete har varit både utmanande och lärorikt. Vi skulle vilja tacka vår outtröttliga handledare Anders Jäderlund för alla råd och all kunskap han förmedlat till oss under arbetets gång. Vi vill även tacka Anders Muszta för att han tog sig tid att reda ut våra frågor om statistik och databearbetning.

Isak Lodin och Mimmi Blomquist
Umeå 2013-04-26

SAMMANFATTNING

Tillväxten i boreala skogsekosystem är kvävebegränsad. Tidigare studier har visat att mosstäcket i dessa ekosystem har en positiv inverkan på näringsstatus hos ljungväxter. Detta har förklarats med mosstäckets höga förmåga att ansamla näringsämnen och att ljungväxters ytliga rotsystem med erikoid mykorrhiza kan ackumulera organiska näringsämnen som frigörs från mosstäcket. Vi undersökte hur tillväxten hos *Vaccinium myrtillus* påverkas av ett mosstäckedominerat av *Pleurozium schreberi* och hur tillväxten hos dessa arter påverkas av kvävetillförsel. Fältförsöket genomfördes 1998-2000 med följande behandlingar: kontroll, borttaget mosstäckedominerat, intakt mosstäckedominerat, borttaget mosstäckedominerat + gödsel, intakt mosstäckedominerat + gödsel. Kvävetillförseln motsvarade $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$. För att bestämma tillväxten hos *V. myrtillus* insamlades årsskott där torrsvikt, längd och bladantal bestämdes, för insamlade skott av *P. schreberi* bestämdes endast torrsvikt. Ett intakt mosstäckedominerat ökade tillväxten hos *V. myrtillus* då alla uppmätta variabler hos årsskotten påverkades positivt. Både *V. myrtillus* och *P. schreberi* ökade sin tillväxt vid kvävetillförsel, vilket visar på en kvävebegränsad tillväxt hos dessa arter. Det fanns ingen signifikant interaktion mellan mosstäckets och gödslingens positiva effekter på tillväxten hos *V. myrtillus*. Våra resultat tyder på att *V. myrtillus*, via sin erikoida mykorrhiza, har tillgång till näringsämnen som frigörs från mosstäcket.

Nyckelord: *Pleurozium schreberi*, kväve, erikoid mykorrhiza, undervegetation, ericaceae, växtetekologi

SUMMARY

The growth in boreal forest ecosystem is nitrogen limited. Previous studies have shown that the moss layers in these ecosystems have a positive impact on the nutritional status of dwarf shrubs. This has been explained by the high ability of the moss layer to accumulate nutrients, and that dwarf shrubs shallow roots with ericoid mycorrhiza have the ability to utilize organic nutrients released from the moss layer. We examined how a moss layer dominated by *Pleurozium schreberi* affects the growth of *Vaccinium myrtillus* and how the growth of these species is affected by nitrogen supply. The field experiment was conducted 1998-2000 with the following treatments: control, removed moss layer, intact moss layer, removed moss layer+fertilization, intact moss layer+fertilization. The nitrogen supply corresponded to 10 kg N ha⁻¹ yr⁻¹. To determine the growth of *V. myrtillus* the annual shoots were collected and the dry weight, length and number of leaves was determined, while only the dry weight was determined for the shoots of *P. schreberi*. An intact moss layer increased the growth of *V. myrtillus* since all the measured variables of the annual shoots were positively affected. Both *V. myrtillus* and *P. schreberi* increased their growth due to the nitrogen addition, indicating a nitrogen-limited growth in these species. There was no significant interaction between the positive impacts of the moss layer and fertilization. Our results suggest that *V. myrtillus*, through its ericoid mycorrhiza, have access to nutrients released from the moss layer.

Key words: *Pleurozium schreberi*, nitrogen, ericoid mycorrhiza, understory vegetation, ericaceae, plant ecology

INLEDNING

Mosstäcket i nordligt boreala skogsekosystem domineras av *Pleurozium schreberi* (Willd. Ex Brid.) Mitt. (väggmossa) och *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. (husmossa) (Wardle och Nilsson 2005). Mossornas täckningsgrad (DeLuca et al. 2002a) och biomassa (Lagerström et al. 2007) ökar med ökande successionsålder, med utgångspunkt från senaste brand. I sena successioner har mosstäcket stor inverkan på ekosystemets funktion, eftersom mosstäcket står för en stor del av primärproduktionen och påverkar näringsomsättning samt trädens tillväxt (Oechel och van Cleve 1986).

Mossor saknar rötter och därför tas vatten och lösta näringsämnen upp över mossans yta (Turetsky 2003). Mosstäcket tar upp och binder in näringsämnen från deposition, förnanedbrytning, nederbörd och krondropp (Oechel och van Cleve 1986). Näringsupptaget minskar transport av näringsämnen ner i markprofilen samtidigt som de näringsämnen som införlivas i mossvävnaden immobiliseras eftersom mossförnan har en långsam nedbrytning (Weber och Van Cleve 1984; Oechel och van Cleve 1986). Detta gör att mosstäcket kan begränsa åtkomst av näringsämnen för träd och därmed reducera trädens tillväxt. Mossornas påverkan på näringsomsättningen i det boreala ekosystemet är dock mer komplex då mosstäcket ökar nedbrytningshastigheten för löv- och barrförna (Jackson et al. 2012), detta förklaras av mossornas höga vattenhållande förmåga (Oechel och van Cleve 1986) som förhindrar uttorkning av förnan vilket gynnar den biologiska aktiviteten i nedbrytarsamhället (Jackson et al. 2011). Denna positiva effekt har betydelse för omsättningen av näringsämnen i boreala skogar, där huvuddelen av förnanedbrytningen troligtvis sker mellan mosskott (Jackson et al. 2012).

På bladytorna hos *P. schreberi*, *H. splendens* och *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. (kammossa) lever flera släkten av cyanobakterier med förmåga till kvävefixering (Deluca et al. 2002b; Houle et al. 2006). Kvävefixering är en mycket energikrävande process, eftersom energirika trippelbindningar hos atmosfäriskt kväve måste brytas för att kvävet ska bli växttillgängligt (Turetsky 2003). Hos cyanobakterier inom släktet *Nostoc* Bornet & Flahault (Nostok) som är vanligt förekommande på *P. schreberi* (Deluca et al. 2002b), är kvävefixeringen delvis beroende av kolhydrater från växtpartnern (Steinberg och Meeks 1991). Mosstäckets kvävefixering i boreala ekosystem ökar med ökande successionsålder (Zackrisson et al. 2004) och i sena successioner fixeras cirka $2 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$ (Deluca et al. 2002b). Om tillräckligt mycket kväve finns tillgängligt för mossorna så avbryts kvävefixeringen, Zackrisson et al. (2004) visade att kvävefixeringen avstannar vid en tillförsel av $4,5 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$.

Mossors tillväxt begränsas periodvis av mängden tillgängligt vatten och fotosyntesaktiviteten är kraftigt reducerad under torrperioder (Skre och Oechel 1981; Havas och Kubin 1983). I en labbstudie visade Carleton och Read (1991) att vid återfuktning av uttorkad *P. schreberi* sker ett läckage av organiskt kväve, framförallt från mossans levande delar. I boreala skogar motsvaras denna återfuktning av regn efter torrperioder och av daggbildning efter torra sommardagar. Mosstäckan innehåller stora mängder svamphyfer, vilket delvis förklaras av att näringsläckaget skapar en näringsrik miljö. Mest hyfer finns i mosstäckets äldre delar som inte fotosyntetiserar (Davey et al. 2009).

Ljungväxten *V. myrtilus* är en av de vanligaste växterna i Sverige och täcker uppskattningsvis 17 % av Sveriges produktiva skogsmark (Eriksson et al. 1979). Arten är lövfällande (Sjörs 1989) och under markytan finns långlivade jordstammar, rhizom, som möjliggör vegetativ

spridning över flera kvadratmeter (Flower-Ellis 1971). En rad olika asco- och basidomyceter kan kolonisera finrötter hos ljungväxter och bilda erikoid mykorrhiza (Bougouere et al. 2007). Erikoid mykorrhiza ökar mängden tillgängliga näringsämnen främst genom utsöndring av nedbrytande enzymer till marken, till skillnad från ectomykorrhiza som främst ökar näringsupptaget genom en större absorptiv yta (Raven et al. 2005, s. 293). Detta gör att erikoid mykorrhiza har ett mindre hyfsystem än ectomykorrhiza. Den erikoida mykorrhizans enzymatiska kapacitet möjliggör nedbrytning av bland annat lignin (Haselwandter et al. 1990) och kitin (Leake och Read 1990), detta ger värdväxten tillgång till kväve från komplexa kolstrukturer (Smith och Read 1997, s. 416). Via erikoid mykorrhiza kan värdväxten utnyttja organiska kvävekällor som aminosyror (Bajwa och Read 1986), peptider (Bajwa och Read 1985) och proteiner (Bajwa et al. 1985). Hela 87 % av den totala biomassan hos *V. myrtillus* finns under markytan (Havas och Kubin 1983) där merparten av rhizom och rotsystem är koncentrerat till humustäcket (Heath et al. 1938). Samtliga av rotsystemets finare rötter koloniserar av mykorrhizasvamp (Sjörs 1989).

I en skog där undervegetationen dominerades av *Empetrum nigrum* L. (kråkbär) och *P. schreberi* visade Zackrisson et al. (1997) att näringsstatus och tillväxt hos plantor av *Pinus sylvestris* L. (tall) ökade efter att all kontakt brutits mellan svamphyfer och de äldre och döda delarna av *P. schreberi*. Utifrån detta föreslogs att mossornas goda näringsupptag, och den erikoida mykorrhizans förmåga att ta upp organiska näringsämnen som frigörs från mosstäcket, skapar en cirkulation av organiska näringsämnen i den övre delen av markprofilen. Dessa näringsämnen blir därmed svårtillgängliga för träden. Zackrisson et al. (1999) tillförde näringsämnen i form av avdödade granfrön, motsvarande 7 kg N ha⁻¹ år⁻¹, till ytor med dominans av *P. schreberi*. Näringsinnehållet hos *P. schreberi* och *Vaccinium vitis-idaea* L. (lingon) ökade, samtidigt kunde ingen effekt urskiljas på plantor av *P. sylvestris*, som ökade sitt näringsinnehåll först när mosstäcket stördes. Detta styrker ovan nämnda hypotes av Zackrisson et al. (1997) och visar att ljungväxter i ett mosstäcke konkurrerar effektivt med träd om näringsämnen.

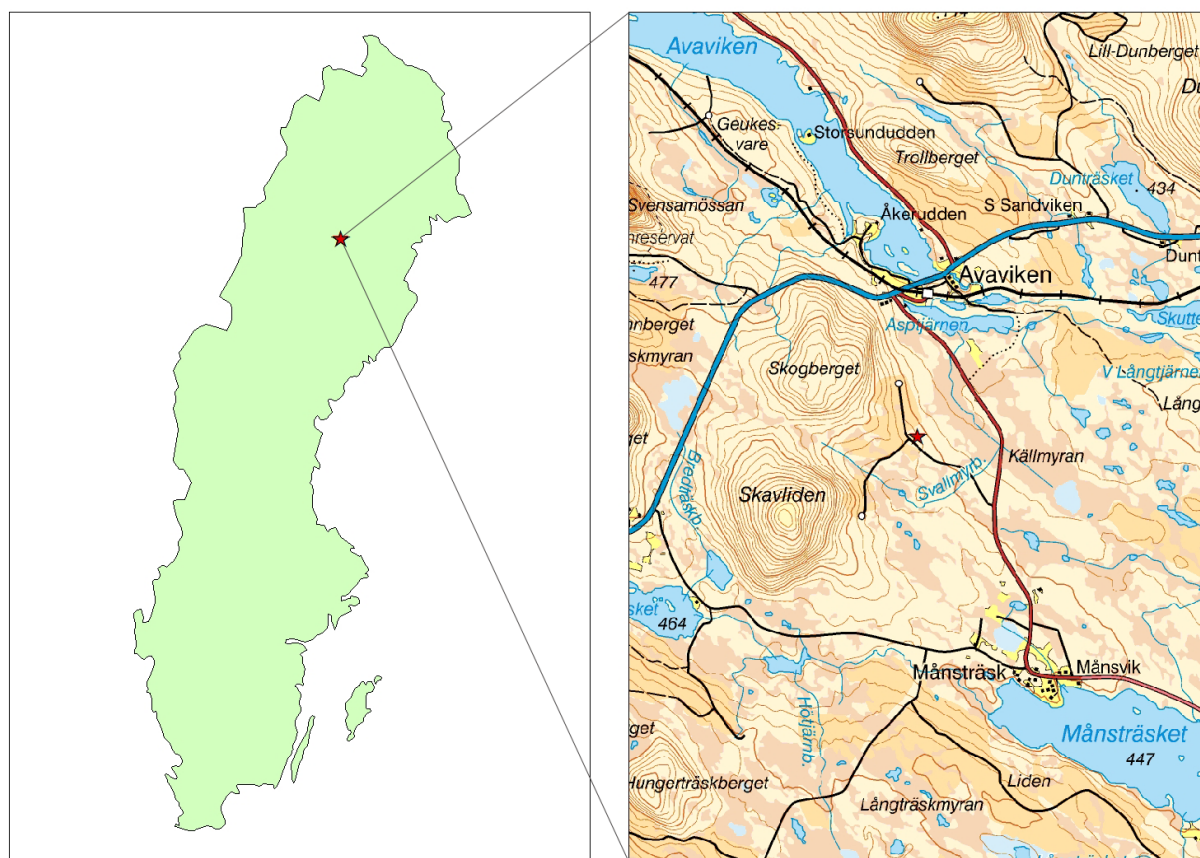
Syftet med studien är att undersöka hur ett mosstäcke som domineras av *P. schreberi* påverkar tillväxten hos *V. myrtillus* och hur tillförsel av oorganiskt N påverkar tillväxten hos *P. schreberi* och *V. myrtillus*. Målet är att ge ökad kunskap om hur mosstäcket påverkar det boreala ekosystemet. Våra hypoteser är att: (1) Mosstäckan som domineras av *P. schreberi* har en positiv effekt på tillväxten hos *V. myrtillus*. Detta utifrån mossornas höga förmåga till näringsansamling, läckaget av organiskt kväve från mosstäcket och den erikoida mykorrhizans förmåga att utnyttja organiska kvävekällor. (2) Kvävetillförsel ökar tillväxten hos *V. myrtillus* och *P. schreberi* då kväve är det mest tillväxtbegränsande ämnet i boreala ekosystem (Tamm 1991). (3) Den tillväxthöjande gödslingseffekten på *V. myrtillus* förstärks av ett intakt mosstäcke, vilket kan åskådliggöras via en interaktion mellan mosstäcke och gödsling. Detta utifrån att mosstäckets goda näringsupptag kan koncentrera gödselgivan ytligt i markprofilen och sedan frigöra kväve i organisk form, en kväveform som *V. myrtillus* ytliga rotsystem med erikoid mykorrhiza har förmåga att utnyttja.

MATERIAL OCH METOD

Försökslokalen

Fältförsöket genomfördes vid Skavliden 25 km väster om Arvidsjaur i Norrbottens län (65°35'N, 18°38'E, 450 m ö.h.). Lokalen var en äldre skog, dominerad av *Picea abies* (L.) H. Karst (gran) med grundyta 24 m² (*P. abies*: 19 m², *P. sylvestris*: 3.25 m², *Betula pubescens* Ehrh. (glasbjörk): 1,75 m²) och övre höjd 16 m. Undervegetationen var av blåbärstyp (Arnborg 1990) som karakteriseras av en dominans av *V. myrtillus* i fältskiktet, men även andra växter förekommer som *E. nigrum*, *V. vitis-idaea* och *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. (kruståtel). Bottenvegetationen domineras av *P. schreberi*, *H. splendens* och *P. cristata*. Berggrunden bestod av granit och gnejs (Jäderlund et al. 1998), jordarten var en bottenmorän med fin textur och humuslagret var i medeltal 78 mm tjockt.

För den meteorologiska perioden 1980-2009 var årsmedelnederbörd 669 mm (SMHI 2013a) och årsmedeltemperatur -0,2°C (SMHI 2013b). För samma period sträckte sig vegetationsperioden vanligtvis mellan 18/5-27/9 och temperatursumman var 728 (SMHI 2013c).



© Lantmäteriet, i2012/901

Fig. 1. Försökslokalens läge, markerat med ★

Fig. 1. The location of the experimental setting, marked with ★

Försöksupplägg och utförande

Försöket startade i juni 1998 och sträckte sig över tre år. Åtta större fläckar med homogent mosstäck och jämn täckning av *V. myrtillus* identifierades. På var och en av dessa fläckar valdes fem ytor (1x1 m) ut. Dominans av *P. schreberi* prioriterades, men även en del *H. splendens* och *P. crista-castrensis* förekom i ytorna, ytor med *Sphagnum* sp. L. (vitmossor) valdes bort. Ytorna slumpades till någon av följande fem behandlingar: kontroll (K), borttaget mosstäck (-M), intakt mosstäck (+M), borttaget mosstäck + gödsel (-M+G), intakt mosstäck + gödsel (+M+G). Ytorna märktes upp med pinnar i varje hörn på respektive yta. För att bryta rotförbindelser och därmed begränsa påverkan från omgivningen kantgrävdes alla ytor utom (K) den 12/6 och 16/6 1998. Samtidigt avlägsnades mosstäck i behandlingarna (-M) och (-M+G) genom att mosstäckets gröna delar lyftes bort för hand. Under resterande försöksperiod kantgrävdes alla ytor utom (K) varje år i juni innan första gödslingstillfället. Gödslingen upprepades fyra gånger per vegetationsperiod (1998: 29/6; 13/7; 30/7; 14/8, 1999: 17/6; 29/6; 17/7; 12/8, 2000: 6/6; 27/6 dubbel dos; 15/8) och gav en årlig gödselgiva på 10 kg N ha⁻¹ år⁻¹.

Inför årets första gödslingstillfälle tillreddes en stamlösning som sedan användes vid resterande gödseltillfällen under säsongen. Vid tillredning användes ammoniumnitrat av märket Skogan (Supra AB, Malmö, Sverige) innehållande 34,5 vikt- % N (17,2 % ammonium och 17,3 % nitrat). 35 g Skogan löstes i 1 l kranvatten och därefter tillsattes 6 ml HNO₃. Mellan gödslingstillfällena förvarades stamlösningen i kyl (+2°C). Vid gödslingen fick varje gödselyta 10 ml av stamlösningen utspädd med 1 l kranvatten, övriga ytor fick bara 1 l kranvatten. För jämn spridning på ytorna användes en enliters vattenkanna med stril.

För bestämning av årsskottstillväxten hos *V. myrtillus* insamlades årligen (1998: 17/8, 1999: 17/8, 2000: 16/8) tio årsskott per behandlingsyta. Det översta årsskottet utan bär plockades från tio slumpvist utvalda luftskott. För varje årsskott bestämdes längd (mm), bladantal per årsskott och efter torkning i 70° C under 48 timmar även torrvikten (mg). Längden definierad som avståndet mellan basen på årsskottet och toppen på översta årsknopp.

För bestämning av tillväxten hos *P. schreberi* insamlades årligen (1998: 25/9, 1999: 23/9, 2000: 26/9) 20 slumpvist utvalda skott från behandlingsytorna med intakt mosstäck. Skotten klipptes vid gränsen mellan friskt grönt och gulgrönt för att separera de aktivt växande delarna från äldre delar av mossan. De friskt gröna delarna torkades sedan i 70° C under 48 timmar, därefter bestämdes torrvikten (mg).

Statistisk analys

För att undersöka kantgrävningens inverkan på tillväxten hos *V. myrtillus* och *P. schreberi* använde vi envägs ANOVA där behandling (K) och (+M) jämfördes. Mosstäckets och gödslingens inverkan på längd, torrsvikt och bladantal per årsskott hos *V. myrtillus*, samt eventuella interaktioner mellan mosstäck och gödsling, undersöktes med tvåvägs ANOVA där kontrollen uteslöts. Gödslingens effekt på mosskottens torrsvikt analyserades genom envägs ANOVA på behandlingarna med mossor. Samtliga analyser utfördes i Minitab 16 med signifikansnivå 0,05.

RESULTAT

Kantgrävning

Kantgrävning hade en liten inverkan på tillväxten hos *V. myrtillus* och *P. schreberi*, därför har våra resultat över kantgrävningens effekt utelämnats. Den enda signifikanta effekten av kantgrävning var dess negativa inverkan på antal blad hos *V. myrtillus* årsskott under det sista försöksåret (Tabell 1). År 2000 hade individer av *V. myrtillus* som växte i ej kantgrävda ytor (K) åtta procent fler blad per årsskott än individer som växte i de kantgrävda ytorna med intakt mosstäckes (+M).

Tabell 1. P-värden från envägs ANOVA för kantgrävningens effekt på tillväxt hos årsskott av *Vaccinium myrtillus* och skott av *Pleurozium schreberi*, 1998-2000. Fet stil indikerar signifikant effekt ($P \leq 0,05$)
Table 1. P-values from one way ANOVA for the effect of edge trenching on the growth of the annual shoots of *Vaccinium myrtillus* and the shoots of *Pleurozium schreberi*, 1998-2000. Bold figures indicate a significant effect ($P \leq 0,05$)

	1998	1999	2000
<i>V. myrtillus</i>			
Torrsvikt	0,152	0,268	0,180
Längd	0,346	0,468	0,165
Bladantal	0,578	0,300	0,025
<i>P. schreberi</i>			
Torrsvikt 20 skott	0,442	0,784	0,877

Mosstäckets inverkan på tillväxten hos *V. myrtillus*

Tillväxten hos *V. myrtillus* gynnades av ett intakt mosstäckes. Det sista försöksåret var årsskottens torrsvikt 36 % högre på ytor med intakt mosstäckes jämfört med ytor där mosstäcket avlägsnats (Fig. 2). Mosstäcket ökade även årsskottens längd och bladantal (Fig. 2). De positiva effekterna på torrsvikt, längd och bladantal var starkt signifikanta de två sista försöksåren (Tabell 2).

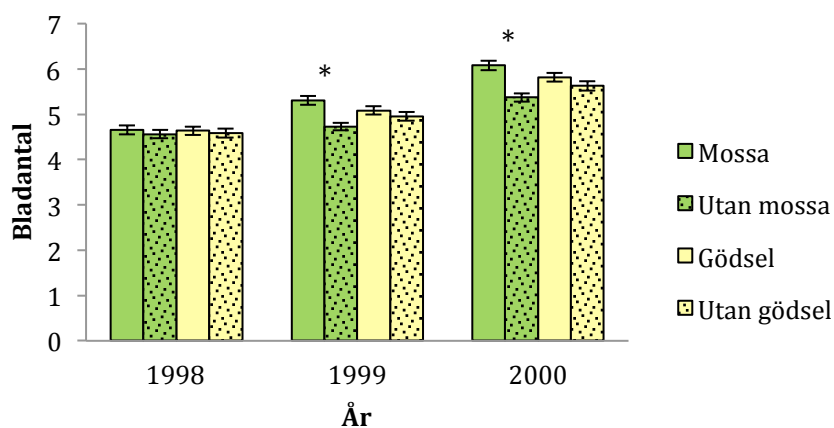
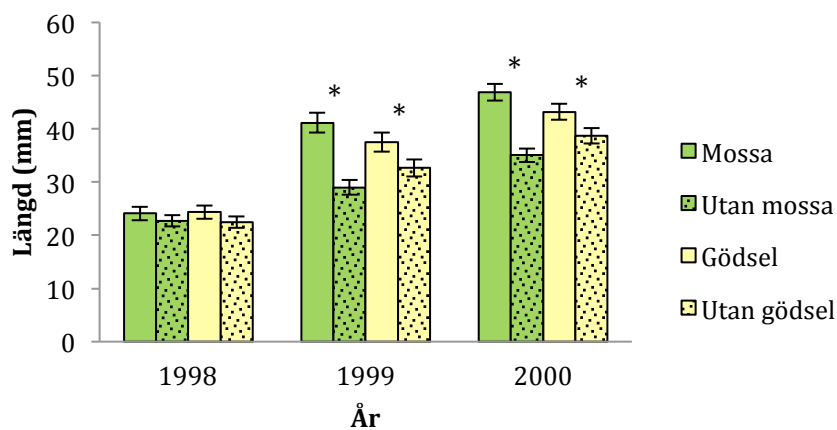
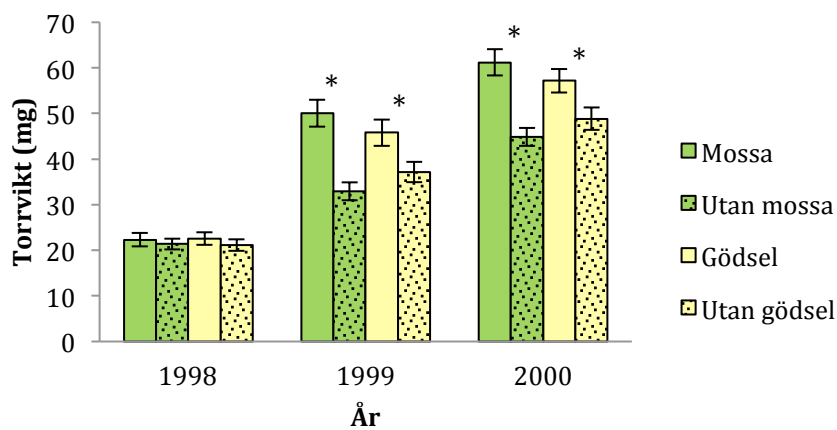


Fig. 2. Medelvärden och medelfel för torrsvikt (mg), längd (mm) och bladantal för årsskott av *Vaccinium myrtillus*, 1998-2000. * indikerar signifikant effekt ($P \leq 0,05$) av mosstäck (ovan gröna staplar) eller gödsling (ovan gula staplar), från tvåvägs ANOVA

Fig. 2. Mean values and SE for dry weight (mg), length (mm) and number of leaves per annual shoot of *Vaccinium myrtillus*, 1998-2000. * indicate a significant effect ($P \leq 0,05$) of moss layer (above green bars) or fertilization (above yellow bars), from two way ANOVA

Tabell 2. P-värden från tvåvägs ANOVA för mosstäckets (M) och gödslingens (G) effekt på tillväxt hos årsskott av *Vaccinium myrtillus* och interaktion (M X G) mellan mosstäckets och gödslingens effekter, 1998-2000. Fet stil indikerar signifikant effekt ($P \leq 0,05$)

Table 2. P-values from two way ANOVA for the effect of the moss layer (M) and fertilization (G) on the growth of the annual shoots of *Vaccinium myrtillus* and interaction (M X G) between the moss layer and fertilization, 1998-2000. Bold figures indicate a significant effect ($P \leq 0,05$)

	1998	1999	2000
M			
Torrsvikt	0,612	< 0,001	< 0,001
Längd	0,414	< 0,001	< 0,001
Bladantal	0,502	< 0,001	< 0,001
G			
Torrsvikt	0,424	0,014	0,017
Längd	0,251	0,035	0,025
Bladantal	0,687	0,335	0,157
M X G			
Torrsvikt	0,675	0,714	0,562
Längd	0,778	0,258	0,925
Bladantal	0,502	0,148	0,437

Gödslingens inverkan på tillväxten hos *V. myrtillus*

Tillväxten hos *V. myrtillus* gynnades av kvävegödsling. Gödslingen ökade årsskottens torrsvikt och längd (Fig. 2) och dessa effekter var signifikanta de två sista försöksåren (Tabell 2). Det sista försöksåret var torrsvikten var 8 mg högre på gödslade ytor (Fig. 2), detta motsvarar en gödslingseffekt på 17 %. Bladantalet hos årsskotten påverkades inte av gödsling (Fig. 2). Det sista försöksåret ökade gödsling årsskottens torrsvikt hos *V. myrtillus* med 19 % på ytor med ett intakt mosstäck och med 15 % på ytor där mosstället avlägsnats (Tabell 3.) Det fanns ingen signifikant interaktion mellan mosstäck och gödsling på tillväxten hos *V. myrtillus* (Tabell 2).

Tabell 3. Torrsvikt (mg) (medelvärden \pm SE) för årsskott av *Vaccinium myrtillus*, 1998-2000. Borttaget mosstäck (-M), intakt mosstäck (+M), borttaget mosstäck + gödsel (-M+G), intakt mosstäck + gödsel (+M+G)

Table 3. Dry weight (mg) (mean \pm SE) for the annual shoots of *Vaccinium myrtillus*, 1998-2000. Removed moss layer (-M), intact moss layer (+M), removed moss layer + fertilization (-M+G), intact moss layer + fertilization (+M+G)

	1998	1999	2000
-M	21,0 \pm 1,6	27,9 \pm 1,8	41,7 \pm 2,6
+M	21,2 \pm 1,9	46,4 \pm 3,7	56,0 \pm 4,1
-M+G	21,7 \pm 1,7	37,9 \pm 3,4	48,0 \pm 3,0
+M+G	23,5 \pm 2,2	53,8 \pm 4,6	66,4 \pm 4,0

Gödslingens inverkan på tillväxten hos *P. schreberi*

Gödslingen ökade tillväxten hos *P. schreberi* (Fig. 3). Efter tre år var torrsvikten av skotten på de gödslade ytorna 28 % högre än på ogödslade ytor. Gödslingseffekten var signifikant år 2000 ($P=0,001$) och nästan signifikant 1998 ($P=0,059$).

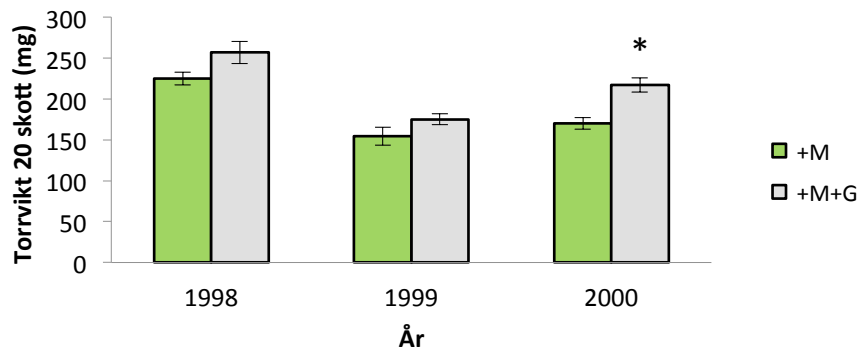


Fig. 3. Medelvärden och medelfel för torrvikten (mg) av 20 skott hos *Pleurozium schreberi*, 1998-2000. Intakt mosstäcke (+M), intakt mosstäcke +gödsel (+M+G). * indikerar signifikant gödseffekt ($P \leq 0,05$) från envägs ANOVA

Fig. 3. Mean values and SE for the dry weight (mg) of 20 shoots of *Pleurozium schreberi*, 1998-2000. Intact moss layer (+M), intact moss layer +fertilization (+M+G). * indicates a significant effect of fertilization ($P \leq 0,05$) from one way ANOVA

DISKUSSION

I nordligt boreala ekosystem är *V. myrtillus* och *P. schreberi* typer i undervegetationen i skogar av frisk ristyp (Arnborg 1990). Våra resultat visade att mosstäcket som dominerades av *P. schreberi* ökade tillväxten hos *V. myrtillus* och att tillväxten hos dessa arter var kvävebegränsad.

Mosstäckets positiva inverkan på alla uppmätta variabler för årsskott hos *V. myrtillus* var starkt signifikanta ($P < 0,001$) år 1999 och 2000, vilket är i linje med vår första hypotes. Från ett omfattande och långvarigt försök i ett närliggande område har Gundale et al. (2012) visat att ett mosstäck dominerat av *H. splendens* och *P. schreberi* har en negativ inverkan på den ovanjordiska biomassan hos *V. myrtillus*, vilket står i kontrast till våra resultat. Författarna menar att förluster av näringsämnen vid lövfällning hos *V. myrtillus* gör att dess kvävebehov är större än hos icke-lövfällande ljungväxter. Mosstäckets stora förmåga att ta upp och binda kväve skulle därmed vara extra kritisk för *V. myrtillus* och begränsa dess näringsupptag. Utifrån våra resultat anser vi däremot att mosstäcket inte är ett hinder för näringsupptag hos *V. myrtillus*, utan att en högre tillväxt på ytor med intakt mosstäck tyder på det motsatta. Jämförelsen med Gundale et al. (2012) är inte helt invändningsfri, då deras studie undersökte långsiktiga effekter på den totala ovanjordsbiomassan, medan vår studie undersökte effekter på årsskottstillväxten under tre år. Vi tror att när mosstäcket avlägsnas förloras näringsämnen som annars frigörs från mossan via läckage i organisk form (Carleton och Read 1991), samtidigt som förhållandena för nedbrytning försämrats (Jackson et al. 2012). Detta leder till minskad näringsfrigörelse i den övre delen av markprofilen där *V. myrtillus* har huvuddelen av sitt rotsystem (Heath et al. 1938) med associerad ericoid mykorrhiza (Sjörs 1989). Då erikoid mykorrhiza kan tillgodogöra sig både oorganiska och organiska kväveformer (Näsholm et al. 1998) kan den lägre tillväxten på mossfria ytor förklaras med en lägre tillgång på upptagbart kväve. Dessutom motverkar mosstäcket värmetransport och har en hög vattenhållande förmåga (Oechel och van Cleve 1986). När mosstäcket avlägsnas borde fukt- och temperaturfluktuationer i humusskiktet öka, samtidigt som *V. myrtillus* ytliga rotsystem exponeras (Heath et al. 1938), vilket skulle kunna ha en negativ inverkan på tillväxten.

Tillväxten i boreala ekosystem är kvävebegränsad (Tamm 1991). I vårt försök gav tillförsel av $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$ under tre vegetationsperioder en ökad tillväxt hos *V. myrtillus*. Det sista försöksåret var årsskottens torrsvikt 17 % högre på gödslade ytor jämfört med ogödslade. Den positiva effekten är i linje med resultat från en svensk fjällbjörkskog (Parsons et al. 1994), där näringstillförsel (100 kg N , 100 kg P och $126 \text{ kg K ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$, under två vegetationsperioder) kraftigt ökade (+150 %) torrsvikten hos årsskott av *V. myrtillus*. Däremot ökade inte tillväxten vid kvävetillförsel ($10\text{--}50 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$ under fem vegetationsperioder) på en skotsk ljunghed (Britton och Fisher 2008). I vårt försök gav kvävetillförsel en ökad tillväxt hos *P. schreberi*, vilket överensstämmer med Solga et al. (2005) som visade att tillväxten hos enskilda mosskott är positivt korrelerad med kvävedepositionens storlek. *P. schreberi* har under normala förhållanden tillgång till kväve från kvävefixerande cyanobakterier och maximalt fixeras cirka $2 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$ (Deluca et al. 2002b). Zackrisson et al. (2004) har visat att kvävefixeringen avbryts vid gödselgivor som är betydligt lägre än i vår studie. Att gödslingen ökade tillväxten hos *P. schreberi*, trots att den troligtvis avbröt kvävefixeringen, förklaras av att mängden kväve som tillfördes vid gödslingen är betydligt större än det som tillförs från kvävefixering. Slutsatsen vi drar från kvävetillförseln i vårt försök är att två vanliga arter i undervegetationen i nordligt boreal skog, *P. schreberi* och *V. myrtillus* (Wardle och Nilsson 2005), har en kvävebegränsad tillväxt.

Tillväxten för *V. myrtillus* startar tidigt under vegetationsperioden och årsskottens längdtillväxt avslutas redan i juli (Havas och Kubin 1983). I vårt försök avlägsnades mosstäcket i mitten på juni 1998 och den första gödslingen utfördes i slutet av samma månad vilket innebär att en stor del av 1998 års tillväxt redan skett när försöket startade. Detta avspeglar sig i resultatet från det första försöksåret, där inga effekter av mosstäcke och näringstillförsel på tillväxten hos *V. myrtillus* kunde påvisas.

Pleurozium schreberi har en annorlunda tillväxtrytm än *V. myrtillus*, med högst tillväxt på för- och sensommar, vilket är en konsekvens av den lägre vattentillgången under högsommaren (Havas och Kubin 1983). Den positiva effekten av näringstillförsel 1998 var nästan signifikant ($P = 0,059$), vilket tyder på att *P. schreberi* kunde använda det tillförda kvävet till en ökad tillväxt redan första året. År 1999 var effekten inte signifikant och det var först under år 2000 som näringstillförsel hade en signifikant positiv effekt på tillväxten av *P. schreberi*. Detta kan förklaras av skillnader i nederbörd mellan försöksåren, kopplat till *P. schreberi*s periodvis vattenbegränsade tillväxt (Skre och Oechel 1981; Havas och Kubin 1983). Nederbörden under vegetationsperioden (maj-sep) var betydligt lägre 1999 (330 mm) än under motsvarande period 1998 (539 mm) och 2000 (502 mm) för området runt Storavan, som innefattar försökslokalen (SMHI 2013a). Detta avspeglar sig i torrvikten hos *P. schreberi* som var lägst 1999. Bristen på signifikans 1999 kan förklaras med att sämre tillväxtbetingelser gjorde att *P. schreberi* inte kunde svara på näringstillförseln i samma utsträckning som under åren 1998 och 2000.

Rhizomsystemet hos *V. myrtillus* kan ha en stor utbredning (Flower-Ellis 1971). Kantgrävningen bröt rhizomförbindelser som sträckte sig utanför behandlingsytan och begränsade därmed påverkan från ytornas omgivning. I vårt försök hade kantgrävningen endast en marginell inverkan på *V. myrtillus* tillväxt, den enda signifikanta effekten var ett reducerat bladantal per årsskott under det sista försöksåret. Kantgrävning påverkade inte tillväxten hos *P. schreberi*, vilket var väntat då mossor inte har några rötter (Turetsky 2003).

Vår tredje hypotes utgick från Zackrisson et al. (1997) som föreslog att mosstäckan som domineras av *P. schreberi* tillsammans med ljungväxter med erikoida mykorrhiza kan bilda en organisk näringscykel i den övre delen av markprofilen. Resonemanget bygger på att kväve införlivas i näringscykeln via mosstäckets effektiva näringsupptag och att ljungväxternas ericoida mykorrhiza tar upp organiskt kväve som frigörs från mosstäckan. Därmed skulle ljungväxter effektivt konkurrera med träden om näringsämnen. I linje med detta resonemang visade Zackrisson et al. (1999) att *V. vitis-idaea* som växer i ett mosstäcke har en högre förmåga än plantor av *P. sylvestris* att utnyttja tillfört kväve. I vårt försök skulle hypotesen bekräftas om gödslingens tillväxthöjande effekt på *V. myrtillus* var större på ytor med mossa jämfört med ytor där mosstäckan avlägsnats. Detta skulle visa sig som en signifikant interaktion mellan mosstäcke och gödsling. Våra resultat visade en större gödslingseffekt på ytor med intakt mosstäcke det sista försöksåret, där gödslingen ökade årsskottens torrsvikt med 19 % jämfört med 15 % på ytor utan mossa (Tabell 3). Men då denna skillnad var liten och medelfelen förhållandevis stora så visade inte vår statistiska analys någon signifikant interaktion mellan mosstäcke och gödsling. Därmed kan vi inte bekräfta vår tredje hypotes. I vår studie ökade gödslingen tillväxten hos *P. schreberi*, vilket tyder på ett ökat kväveupptag. Om kvävet användes för tillväxt i mosstäckan behöver ett ökat kväveupptag inte nödvändigtvis innebära en ökad kvävefrigörelse. Vi tror att bristen på interaktion kan förklaras av att mosstäckets ökade näringsupptag inte resulterade i en ökad frigörelse. Vår hypotes förutsatte att tillfört kväve införlivas i en organisk näringscykel via upptag av mosstäckan. Om det finns en tidsfördröjning mellan ökat kväveupptag och ökad

kvävefrigörelse i mosstäcket, kan vår treåriga försöksperiod vara för kort för att åskådliggöra en eventuell interaktion. I framtida studier bör därför försöksperioden förlängas och för att få en ökad förståelse om bakomliggande mekanismer bör det tillförda kvävet isotopmärkas för att kunna följas på sin väg i ekosystemet.

Med ökande ålder blir luftskotten hos *V. myrtillus* allt mer förgrenade och de enskilda årsskotten kortare, klenare och får färre blad (Sjörs 1989). Det slumpmässiga urvalet gör att medelåldern på de luftskott som årsskotten insamlats från kan skilja sig åt mellan behandlingarna, vilket kan påverka resultatet. Hur stor betydelse variationen kopplad till ålder har på resultatet beror till stor del på hur många årsskott som insamlas. I vår studie insamlades årligen 80 årsskott från varje behandling, vilket sannolikt ger marginella felkällor kopplade till åldern hos luftskotten, men för högre noggrannhet i framtida studier bör luftskotten åldersbestämmas. Som tidigare nämnts bör försöksperioden i framtida studier förlängas, eftersom det kan finnas en tröghet i växternas respons på förändrade förutsättningar. Detta är extra viktigt när man studerar långlivade, perenna växter som *V. myrtillus*, som anpassats till förhållanden på försökslokalen innan försökets början.

Vår studie visar att tillväxten hos *P. schreberi* och *V. myrtillus* är kvävebegränsad och att *P. schreberi* har en positiv inverkan på tillväxten hos *V. myrtillus*. Undervegetationen står för en betydande del av primärproduktionen i nordligt boreala ekosystem (Wardle och Nilsson 2005). Därför är en ökad kunskap om faktorer som påverkar undervegetationens tillväxt viktig för en djupare förståelse av näringsomsättningen i dessa ekosystem.

REFERENSLISTA

- Arnborg, T. (1990). Forest types of northern Sweden. *Vegetatio*, 90(1), 1-13.
- Bajwa, R. & Read, D. J. (1985). The biology of mycorrhiza in the ericaceae. IX. Peptides as nitrogen sources for the ericoid endophyte and for mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. *New Phytologist*, 101(3), 459-467.
- Bajwa, R. & Read, D. J. (1986). Utilization of mineral and amino N sources by the ericoid mycorrhizal endophyte *Hymenoscyphus ericae* and by mycorrhizal and non-mycorrhizal seedlings of *Vaccinium*. *Transactions of the British Mycological Society*, 87(2), 269-277.
- Bajwa, R., Abuarghub, S. & Read, D. J. (1985). The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. X. The utilization of proteins and the production of proteolytic enzymes by the mycorrhizal endophyte and by mycorrhizal plants. *New Phytologist*, 101(3), 469-486.
- Bougoure, D. S., Parkin, P. I., Cairney, J. W. G., Alexander, I. J. & Anderson, I. C. (2007). Diversity of fungi in hair roots of Ericaceae varies along a vegetation gradient. *Molecular Ecology*, 16(21), 4624-4636.
- Britton, A. J. & Fisher, J. M. (2008). Growth responses of low-alpine dwarf-shrub heath species to nitrogen deposition and management. *Environmental Pollution*, 153(3), 564-573.
- Carleton, T. J. & Read, D. J. (1991). Ectomycorrhizas and nutrient transfer in conifer – feather moss ecosystems. *Canadian Journal of Botany*, 69(4), 778-785.
- Davey, M. L., Nybakken, L., Hauserud, H. & Ohlson, M. (2009). Fungal biomass associated with the phyllosphere of bryophytes and vascular plants. *Mycological Research*, 113(11), 1254-1260.
- DeLuca, T. H., Nilsson, M. -C. & Zackrisson, O. (2002a). Nitrogen mineralization and phenol accumulation along a fire chronosequence in northern Sweden. *Oecologia*, 133(2), 206-214.
- DeLuca, T. H., Zackrisson, O., Nilsson, M. -C. & Sellstedt, A. (2002b). Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature*, 419, 917-920.
- Eriksson, L., Kardell, L. & Ingelög, T. (1979). *Blåbär, lingon, hallon : Förekomst och bärproduktion i Sverige 1974-1977*. Uppsala: Avdelningen för landskapsvård, Sveriges lantbruksuniversitet (Rapport / Sveriges lantbruksuniversitet, Avdelningen för landskapsvård, 16).
- Flower-Ellis, J. G. K. (1971). *Age structure and dynamics in stands of bilberry (Vaccinium myrtillus L.)*. Stockholm: Skogshögskolan (Rapporter och uppsatser / Institutionen för växtekologi och marklära, Skogshögskolan, 9).
- Gundale, M. J., Hyodo, F., Nilsson, M. -C. & Wardle, D. A. (2012). Nitrogen niches revealed through species and functional group removal in a boreal shrub community. *Ecology*, 93(7), 1695-1706.
- Havas, P. & Kubin, E. (1983). Structure, growth and organic matter content in the vegetation cover of an old spruce forest in Northern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 20(2), 115-149.
- Haselwandter, K., Bobleter, O. & Read, D. J. (1990). Degradation of ¹⁴C-labelled lignin and dehydropolymer of coniferyl alcohol by ericoid and ectomycorrhizal fungi. *Archives of Microbiology*, 153(4), 352-354.
- Heath, G. H., Luckwill, L. C. & Pullen, O. J. (1938). The rooting system of heath plants. *Journal of Ecology*, 26(2), 331-352.
- Houle, D., Gauthier, S. B., Paquet, S., Planas, D. & Warren, A. (2006). Identification of two genera of N₂-fixing cyanobacteria growing on three feather moss species in

- boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 84(6), 1025-1029.
- Jackson, B. G., Nilsson, M. -C. & Wardle, D. A. (2012). The effects of the moss layer on the decomposition of intercepted vascular plant litter across a post-fire boreal forest chronosequence. *Plant and Soil* [Elektronisk]. Tillgänglig: <http://link.springer.com/article/10.1007/s11104-012-1549-0> [2013-03-15].
- Jackson, B. G., Martin, P., Nilsson, M. -C. & Wardle, D. A. (2011). Response of feather moss associated N₂ fixation and litter decomposition to variations in simulated rainfall intensity and frequency. *Oikos*, 120(4), 570-581.
- Jäderlund, A., Norberg, G., Zackrisson, O., Dahlberg, A., Teketay, D., Dolling, A. & Nilsson, M. -C. (1998). Control of bilberry vegetation by steam treatment – effects on seeded Scots pine and associated mycorrhizal fungi. *Forest Ecology and Management*, 108(3), 275-285.
- Lagerström, A., Nilsson, M. -C., Zackrisson, O. & Wardle, D. A. (2007). Ecosystem input of nitrogen through biological fixation in feather mosses during ecosystem retrogression. *Functional Ecology*, 21(6), 1027-1033.
- Leake, J. R. & Read, D. J. (1990). Kitin as a nitrogen source for mycorrhizal fungi. *Mycological research*, 94(7), 993-995.
- Näsholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Högborg, M. & Högborg, P. (1998). Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature*, 392, 914-916.
- Oechel, W. C. & van Cleve, K. (1986). The role of bryophytes in nutrient cycling in the taiga. I: van Cleve, K., Chapin, F. S. III., Flanagan, P. W., Viereck, L. A & Dyrness, C. T (red), *Forest ecosystems in the Alaskan taiga: a synthesis of structure and function*. New York; Berlin: Springer-Verlag, ss. 121-137.
- Parsons, A. N., Welker, J. M., Wookey, P. A., Press, M. C., Callaghan, T. V. & Lee, J. A. (1994). Growth responses of four sub-Arctic dwarf shrubs to simulated environmental change. *Journal of Ecology*, 82(2), 307-318.
- Raven, P. H., Evert, R. F. & Eichhorn, S. E. (2005). *Biology of plants*. 7:e upplagan. New York: W. H. Freeman and Company.
- Sjörs, H. (1989). Blåbär, *Vaccinium myrtillus* – ett växtporträtt. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 83(6), 411-428.
- Skre, O. & Oechel, W. C. (1981). Moss functioning in different taiga ecosystems in interior Alaska. I. Seasonal, phenotypic, and drought effects on photosynthesis and response patterns. *Oecologia*, 48(1), 50-59.
- SMHI (2013a). precipitation_monthlyvalues.txt. Hämtat från SLU:s databas: \\gis.slu.se\GisData. Norrköping. SMHI.
- SMHI (2013b). temperature_monthlyvalues.txt. Hämtat från SLU:s databas: \\gis.slu.se\GisData. Norrköping. SMHI.
- SMHI (2013c). slu_from_mean_values_region.shp. Hämtat från SLU:s databas: \\gis.slu.se\GisData. Norrköping. SMHI.
- Smith, S. E. & Read, D. J. (1997). *Mycorrhizal symbiosis*. 2:a upplagan. San Diego: Academic press.
- Solga, A., Burkhardt, J., Zechmeister, H. G. & Frahm, J. -P. (2005). Nitrogen content, ¹⁵N natural abundance and biomass of the two pleurocarpous mosses *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. and *Scleropodium purum* (Hedw.) Limpr. in relation to atmospheric nitrogen deposition. *Environmental Pollution*, 134(3), 465-473.
- Steinberg, N. A. & Meeks, J. C. (1991). Physiological sources of reductant for nitrogen fixation activity in *Nostoc* sp. strain UCD 7801 in symbiotic association with *Anthoceros punctatus*. *Journal of Bacteriology*, 173(22), 7324-7329.

- Tamm, C. O. (1991). *Nitrogen in terrestrial ecosystems : questions of productivity, vegetational changes, and ecosystem stability*. Berlin; New York: Springer- Verlag.
- Turetsky, M. R. (2003). The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *The Bryologist*, 106(3), 395-409.
- Wardle, D. A. & Nilsson, M. -C. (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(8), 421-428.
- Weber, M. G. & van Cleve, K. (1984). Nitrogen transformations in feather moss and forest floor layers of interior Alaska black spruce ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 14(2), 278-290.
- Zackrisson, O., Nilsson, M. -C., Dahlberg, A. & Jäderlund, A. (1997). Interference mechanisms in conifer-ericaceae-feathermoss communities. *Oikos*, 78(2), 209-220.
- Zackrisson, O., Nilsson, M. -C., Jäderlund, A. & Wardle, D. A. (1999). Nutritional effects of seed fall during mast years in boreal forest. *Oikos*, 84(1), 17-26.
- Zackrisson, O., DeLuca, T. H., Nilsson, M. -C., Sellstedt, A. & Berglund, L. M. (2004). Nitrogen fixation increases with successional age in boreal forests. *Ecology*, 85(12), 3327-3334.